昆 虫 学 报 *Acta Entomologica Sinica*, February 2011, 54(2): 253 - 258 ISSN 0454-6296

延腹小蜂属榕小蜂对榕果果内空腔大小差异的行为和形态适应

窦 磊[1], 周美娇[2], 胡好远[3], 牛黎明[4], 黄大卫[1,2,*]

(1. 山东农业大学植物保护学院, 山东泰安 271018; 2. 中国科学院动物研究所, 动物进化与系统学重点实验室, 北京 100101; 3. 安徽师范大学生命科学学院, 安徽芜湖 241000; 4. 中国热带农业科学院环境与植物保护研究所, 海南儋州 571737)

摘要: 大多数榕小蜂的雄蜂终生都在密闭的榕果中生活, 榕果间果内空腔的大小存在很大的差异, 这种差异可能限制对小蜂的活动。已有研究表明榕果的大小会影响果内榕小蜂雄蜂的打斗行为, 那么这种差异是否会影响雄蜂的果内爬行行为? 雄蜂是否会产生适应性的形态特征? 针对这些问题, 在2008年6月到2009年10月期间, 我们在野外采集榕果, 并带回实验室中, 对榕果内生活的延腹小蜂属 *Philotrypesis* 5种雄蜂的果内爬行行为和足的形态特征进行了研究。结果表明, 根据 *Philotrypesis* spp. 雄蜂后足的跗节形态特征的不同, 其后足可分成2种形态型——Ⅰ型:后足跗节基部两节的突出部分排列紧密, 后足中跗节不发达; Ⅱ型:后足跗节基部两节的突出部分排列疏松, 二者之间有较宽的分隔, 后足中跗节发达。GLM分析结果表明各种榕树上生活的 *Philotrypesis* 雄蜂前足腿节长宽比存在极显著差异($F_{8,81}=94.86$, $P<0.001$)。在大果中生活的 *Philotrypesis* 雄蜂都具有较细长的前足腿节, 在小果中生活的 *Philotrypesis* 雄蜂除了M7#c-ben外, 都具有较粗壮的前足腿节。当雄蜂在榕果内寻偶时, 主要依靠粗壮的前足或灵活的后足在果内爬行。结果提示, 榕果空腔大小可能限制了 *Philotrypesis* 雄蜂果内爬行行为, 进而影响了雄蜂足形态的适应性进化。

关键词: 榕小蜂; 非传粉小蜂; 延腹小蜂属; 行为; 形态适应; 榕果空腔

中图分类号: Q964 **文献标识码**: A **文章编号**: 0454-6296(2011)02-0253-06

Behavioral and morphological adaptation of *Philotrypesis* (Hymenoptera: Chalcidoidea: Agaonidae) to cavity size of fig fruits

DOU Lei[1], ZHOU Mei-Jiao[2], HU Hao-Yuan[3], NIU Li-Ming[4], HUANG Da-Wei[1,2,*] (1. College of Plant Protection, Shandong Agricultural University, Tai'an, Shandong 271018, China; 2. Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China; 3. College of Life Science, Anhui Normal University, Wuhu, Anhui 241000, China; 4. Institute of Environment and Plant Protection, Chinese Academy of Tropical Agricultural Sciences, Danzhou, Hainan 571737, China)

Abstract: Most males of fig wasps are restricted to the cavity of fig fruits for the whole life. There are remarkable differences in fig fruit cavities. These differences can constrain the movement of males. It has been shown that the size of cavities of different fig fruits could influence male fighting behavior. We ask whether the size of cavities of fig fruits can constrain the leg morphology and scramble behavior of the male wasps. Thus we collected fig fruits from five fig species in the field during June, 2008 to October, 2009. We investigated leg morphology and scrambling behavior of *Philotrypesis* spp. inhabited in those fig fruits. Two morphological types were identified according to hindleg tarsi among the males collected from different fig species: type Ⅰ: the basal two hindleg tarsi are close to each other and hindleg middle tarsi are not robustious; type Ⅱ: the basal two hindleg tarsi are separated widely and hindleg middle tarsi are robustious. The results of GLM indicated the differences were remarkable in the ratio of length and width of foreleg femur of the males collected from different fig species ($F_{8,81}=94.86$, $P<0.001$). Males in big fig fruits had slighter foreleg femur and males in small fig fruits, except that M7#c-ben had robustious one. Males scrambled for mating in the fig fruit through robustious forelegs or flexible hindlegs. The results suggest that the size of fig fruit cavity can constrain the movement of *Philotrypesis* males and influence

基金项目: 国家自然科学基金重大项目(31090253); 中华人民共和国科学技术部科技基础性工作专项重点项目(2006FY110500); 国家基础科学人才培养基金(NSFC-J0930004); 中国科学院动物进化与系统学重点实验室开放课题(O529YX5105)

作者简介: 窦磊, 男, 1983年生, 山东人, 硕士研究生, 研究方向为昆虫形态适应, E-mail: douaqxj@126.com

* 通讯作者 Corresponding author, E-mail: huangdw@ioz.ac.cn

收稿日期 Received: 2010-06-03; 接受日期 Accepted: 2011-01-12

morphological adaptation of their legs.
Key words: Fig wasp; non-pollinating wasp; *Philotrypesis*; behavior; morphological adaptation; fig fruit cavity

榕树和传粉榕小蜂是研究协同进化关系的一个理想模型(Janzen, 1979; Weiblen, 2002; Su *et al.*, 2008)。传粉榕小蜂长期在榕树内专性生活，形成了许多适应性特征。雌蜂需要穿过榕小孔进果产卵，其头部发生了显著的特化(van Noort and Compton, 1996)；雄蜂由于长期生活在密闭潮湿的榕果中，其形态结构和呼吸系统也发生了明显的特化(Compton and McLaren, 1989)。非传粉榕小蜂的行为形态等方面也根据寄主榕树的不同而产生了一些适应性的进化。目前，对于非传粉小蜂的产卵行为和它相应的一些形态适应，人们已经有了一些了解。例如，不同榕树上的 *Apocrypta* 属的 3 个种，其产卵行为的差异与它们的产卵针长度和榕果果壁厚度相关(Zhen *et al.*, 2005)，不同种的产卵时序的不同等等(张凤萍和杨大荣, 2009)。但是，目前对非传粉小蜂的果内爬行行为及足的形态的相关研究还很少。

延腹小蜂属 *Philotrypesis* 是生活在榕树上的一个非传粉榕小蜂类群，其寄主范围比较广泛，如：木瓜榕 *Ficus auriculata*，对叶榕 *F. hispida*，斜叶榕 *F. tinctoria gibbosa*，垂叶榕 *F. benjamina*，小叶榕 *F. microcarpa* 等。这些榕树的榕果果内空腔在大小上存在很大的差异。有的榕果内具有较大的果内空腔，如木瓜榕。有的榕果中几乎不存在空腔，如小叶榕。大多数榕小蜂的雄蜂终生都生活在这样黑暗密闭的榕果中，榕果的大小会影响果内雄蜂的打斗行为(Cook *et al.*, 1999)，那么它是否会影响果内雄蜂的爬行行为？是否会导致雄蜂足部的适应性形态进化？针对以上两个问题，我们分别对木瓜榕、对叶榕、小叶榕、垂叶榕和斜叶榕等 5 种榕树上生活的 *Philotrypesis* 雄蜂的果内爬行行为和其足部的形态学特征进行了研究。

1　材料与方法

1.1　实验材料

1.1.1　榕树：榕树选择雌雄异株的木瓜榕 *F. auriculata*(榕果直径约 8 cm)，对叶榕 *F. hispida*(榕果直径约 3 cm)和斜叶榕 *F. tinctoria gibbosa*(榕果直径约 1 cm)。雌雄同株的垂叶榕 *F. benjamina*(榕果直径约 0.8 cm)和小叶榕 *F. microcarpa*(榕果直径约 0.6 cm)。它们的榕果果内的空腔大小见图 1。

1.1.2　榕小蜂：本实验涉及 5 种榕树上的 8 种非传粉榕小蜂(表 1)。由于该属的分类滞后，尽管我们实验室通过线粒体基因 *COI* 识别出它们是不同的物种，但仍未能鉴定出其准确的种名。本文对这些物种的暂时书写如下：sp. +数字(如果有该属多个

表 1　本实验中观察的 *Philotrypesis* 种类
Table 1　*Philotrypesis* species surveyed in this study

寄主榕树 Host fig	榕果空腔 Fig fruit cavity	种名或本实验中的临时命名 Species or temporary nomenclature	雄性或同种雄蜂不同的型 Male or male polymorphism of the same species
木瓜榕 *Ficus auriculata*	大 Large	*Philotrypesis* sp. 1-aur	M2-aur
对叶榕 *Ficus hispida*	大 Large	*Philotrypesis* sp. -his	M3-his
		Philotrypesis pilosa	M2-his
斜叶榕 *Ficus tinctoria gibbosa*	小 Small	*Philotrypesis jacobsoni*	M2-tin
垂叶榕 *Ficus benjamina*	小 Small	*Philotrypesis* sp. 1-ben	M7#c-ben
			M7-1-ben
		Philotrypesis sp. 4-ben	M5-ben
小叶榕 *Ficus microcarpa*	小 Small	*Philotrypesis emeryi* Grandi	M3-mic
		Philotrypesis taiwanensis Chen	M6-mic

注 Notes：采集地点是中国热带农业科学院和海南大学儋州校区校园内及周边地区(19°30.410′N, 109°29.340′E)。The collecting location is in the Chinese Academy of Tropical Agricultural Sciences and the Danzhou campus of Hainan University and their surrounding areas, Danzhou, Hainan (19°30.410′N, 109°29.340′E).

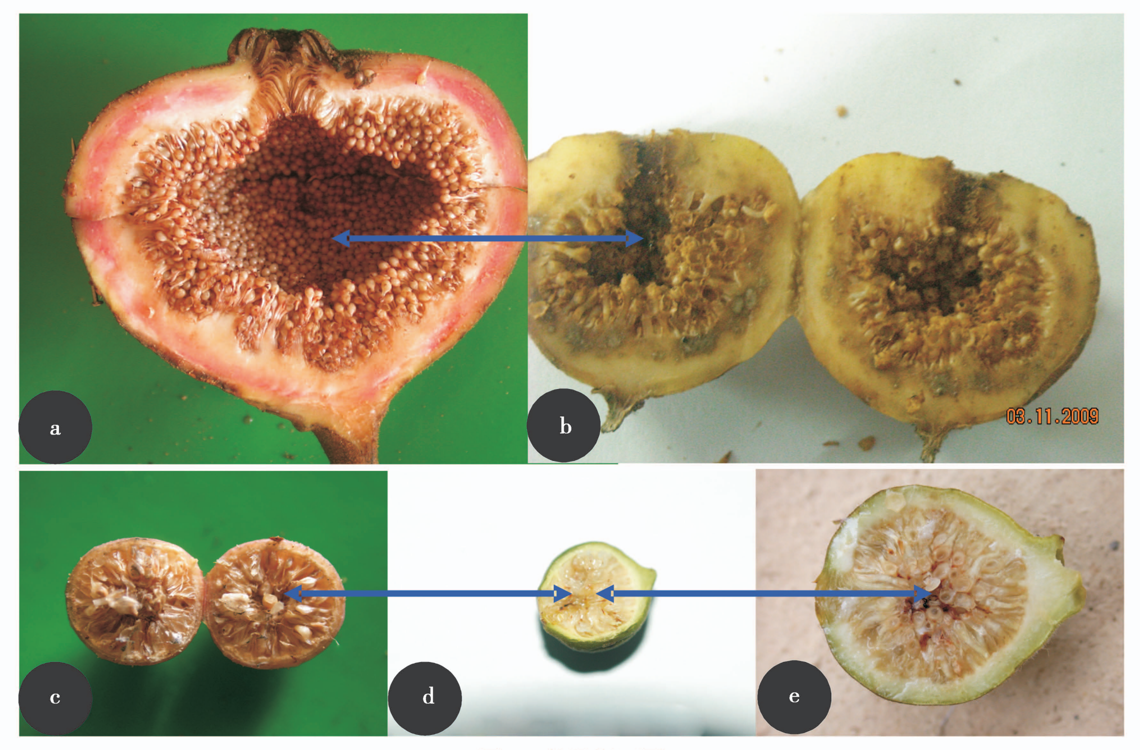


图 1　榕果剖面图

Fig. 1　Section of fig fruits

a：木瓜榕 *Ficus auriculata*；b：对叶榕 *F. hispida*；c：小叶榕 *F. microcarpa*；d：斜叶榕 *F. tinctoria gibbosa*；e：垂叶榕 *F. benjamina*. 箭头指示的为榕果的果内空腔 Arrowheads indicate cavities of fig fruits. 图 a，b 中的榕果具有较大的果内空腔 Fig fruits have bigger cavities in a and b；图 c，d，e 中的榕果具有较小的果内空腔 Fig fruits have smaller cavities in c，d and e.

未鉴定到种的物种）+ 连字符 + 榕树种本名前 3 个字母。如 *Philotrypesis* sp. 1-aur 表示木瓜榕上 *Philotrypesis* 属的 1 未知种。对于雄性 *Philotrypesis* 小蜂：M + 数字（如果发现有该种有多个雄性类型，则接续小写字母或者加连字符并接续数字）+ 连字符 + 榕树种本名前 3 个字母。如 M2-aur 和 M2-his 分别是木瓜榕和对叶榕上不同 *Philotrypesis* 物种的雄性。再如 M7 #c-ben 和 M7-1-ben 则是垂叶榕上 *Philotrypesis* sp. 1 对应的 2 个雄性类型。本实验中使用的 *Philotrypesis* 雄性及其对应的物种详见表 1。

1.2　行为观察方法

在 2008 年 6 月到 2009 年 10 月期间，在榕果颜色变黄、果壁开始变软，果内小蜂即将羽化出蜂前，随机采集 20 ~ 40 个榕果带回实验室。将榕果剖开辅助榕小蜂羽化出，对羽化出的 *Philotrypesis* 雄蜂先在体视镜下观察其在果内的爬行行为，再将其收集起来置于 95% 的酒精内保存。

1.3　形态观察与测量

用解剖针对部分榕小蜂雄蜂进行解剖，并对足的各部分进行测量和拍照记录。

本实验采用小蜂前足腿节的长宽比来衡量其粗壮程度，长度为腿节的最长距离，宽度为腿节的中宽。

借助尼康 MZ800 体视显微镜，使用 ACT2U 1.51 程序对足的各部分进行拍照，并研究不同种在形态学上的特征，并在镜下观察一部分雄蜂果内的爬行行为。

1.4　数据统计与处理

用 SPSS 16.0 软件对数据进行处理，数据分析前，进行正态分布和方差齐性检验，数据符合正态分布，组间方差齐性，采用一般线性模型（GLM）进行 ANOVA 分析，并经 Duncan 氏多重比较进行差异性检验，显著性水平采用 0.05。

2　结果

2.1　*Philotrypesis* 雄蜂的形态分类

通过对木瓜榕、对叶榕、斜叶榕、垂叶榕和小叶榕中生活的 *Philotrypesis* 雄蜂的后足跗节的形态研究，我们将 *Philotrypesis* 雄蜂分成两种类型：Ⅰ型和Ⅱ型。

Ⅰ型：后足跗节基部两节的突出部分排列紧密；后足中跗节不发达（图 2：a ~ f）。

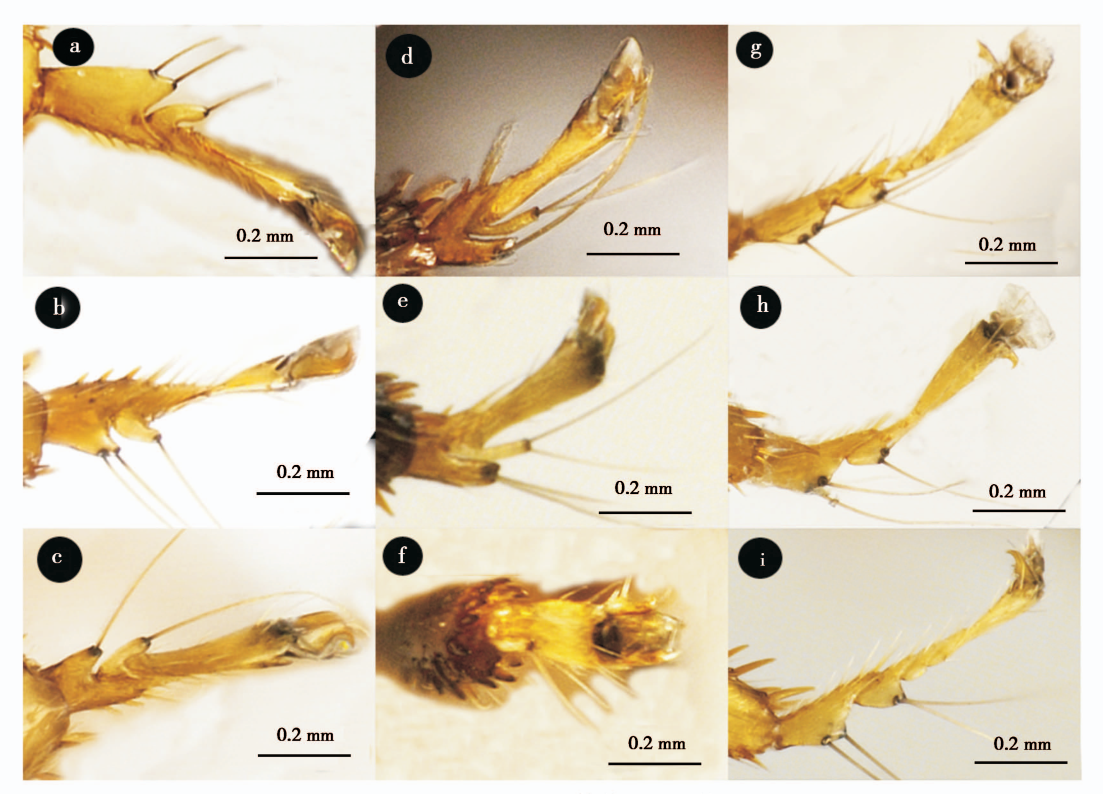


图 2 *Philotrypesis* 雄蜂后足跗节

Fig. 2 Hindleg tarsi of *Philotrypesis* males

a – f: Ⅰ型后足跗节 Hindleg tarsi of type Ⅰ; g – i: Ⅱ型后足跗节 Hindleg tarsi of type Ⅱ. a: M2-aur; b: M2-his; c: M3-his; d: M5-ben; e: M6-mic; f: M2-tin; g: M7#c-ben; h: M7-1-ben; i: M3-mic.

Ⅱ型:后足跗节基部两节的突出部分排列疏松，二者之间有较宽的分隔；后足中跗节发达(图 2: g ~ i)。

2.2 *Philotrypesis* 雄蜂前足腿节粗壮程度的比较

各榕树上生活的 *Philotrypesis* 雄蜂前足腿节长宽比如图 3 所示。GLM 分析结果表明该比值存在极显著差异($F_{8,81}=94.86$, $P<0.001$)，多重比较结果表明，M2-his, M7#c-ben, M3-his 和 M2-aur 的前足腿节长宽比的比值较大，比值最小的是 M2-tin (图 3)。在具有较大果内空腔的榕果(木瓜榕和对叶榕)中生活的 *Philotrypesis* 雄蜂都具有较细长的腿节(较大的前足腿节长宽比)。在果内空腔较小的榕果中生活的 *Philotrypesis* 雄蜂除了 M7#c-ben 外，都具有较粗壮的前足腿节。

M7#c-ben 是 *P.* sp. 1-ben 对应的两个雄性类型之一，它具有较细长的前足腿节，而 *P.* sp. 1-ben 的另一个雄性类型 M7-1-ben 的前足腿节则比较粗壮。雄性多型具有复杂的生殖策略，M7#c-ben 细长的前足腿节可能是这种策略的一种表现。

2.3 非传粉榕小蜂 *Philotripesis* 雄蜂果内爬行行为观察

雄蜂在果内的主要任务是寻找雌蜂并完成交配。当雄蜂在具有大空腔的榕果内进行寻找配偶活动时，先是将头伸入密集的虫瘿里，然后用触角敲击虫瘿，确定是否有雌蜂存在。若没有发现雌蜂，

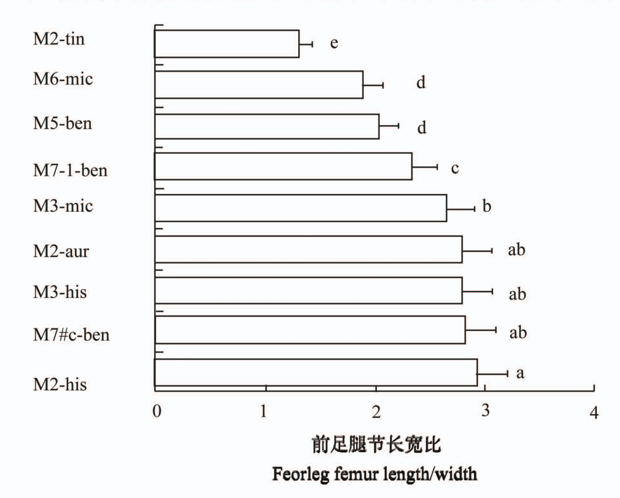


图 3 不同榕树上 *Philotrypesis* 小蜂的前足腿节长宽比

Fig. 3 Foreleg femur length/width of *Philotrypesis* males on different fig trees

不同字母表示数据(平均值 ± 标准差)经 Duncan 氏多重比较差异显著($P<0.05$)。Different letters indicate significant difference among the data (mean ± *SD*) by Duncan's multiple range test ($P<0.05$).

则继续在其他虫瘿内寻找。当周围的虫瘿都没有雌蜂时，雄蜂进入内层密集的虫瘿里搜寻；先将头和前足伸入密集的虫瘿间，并用前足用力向外拨，然后将中足伸入，后足在果内空腔中蹬抓虫瘿等抓附物上。在小果中，果内的空腔较小，雄蜂依靠灵活的后足或粗壮的前足在果内爬行。

3　讨论

Philotrypesis 生活在多种榕树上，其雄蜂在榕果内具有较快的爬行速度（Jousselin *et al.*，2004），但是不同寄主榕树的果内空腔大小有着明显的差异，这种差异可能会限制 *Philotrypesis* 在果内的爬行行为。由我们的结果可知，在小果中生活的 *Philotrypesis* 雄蜂一般要比大果中的具有更粗壮的前足腿节，这说明了小果中的雄蜂在果内爬行时要克服更大的阻力，同时也暗示了榕果空腔的大小可能限制了果内雄蜂的爬行行为。

榕小蜂由于长期生活在黑暗密闭的榕果环境中，所以呈现出了高度的适应。在榕果的选择压力下，榕小蜂在形态上表现出很多与榕果紧密联系的特征（Weiblen，2002）。如雌雄异株上生活的传粉榕小蜂的产卵针长度短于在雌雄同株上的传粉榕小蜂（Ramírez，1974；Wiebes，1994；Weiblen，2004），传粉榕小蜂产卵器长度与花柱长度在进化上紧密相关（Weiblen，2004）。不同榕树间榕果空腔大小上存在显著的差异，榕小蜂对于这种差异，可能会产生一些适应。我们的结果表明，*Philotrypesis* 雄蜂可以分成Ⅰ型和Ⅱ型。Ⅰ型的后足跗节不灵活，适合在有大空腔的果中活动。Ⅱ型的后足跗节灵活，适合在小果中活动。尽管在小果中也存在Ⅰ型雄蜂，但是它的后足跗节发生了明显的退化，并且它特别粗壮的前足腿节也从一个侧面反映了Ⅰ型后足跗节不适合在小果中活动。Ⅰ型和Ⅱ型在后足跗节形态上的分化，说明了来自榕果空腔大小的选择压力导致了两种形态型在果内采取了不同的爬行行为，从而产生了后足跗节形态上的进化。

形态学特征往往是与生殖策略相联系的（Murray，1990），本文中 *Philotrypesis* 雄蜂的Ⅰ型和Ⅱ型可能代表了不同的生殖策略，并采用不同的果内爬行行为。榕果空腔的大小可能是影响果内小蜂行为一个关键的因素（Galil and Eisikowitch，1974）。所以果腔的大小差异影响了雄蜂的寻找配偶活动，并形成了不同的足的形态。因此，我们认为后足跗节（Ⅰ型和Ⅱ型）的分化可能是雄蜂生殖策略对于果内空腔大小变化的一种适应性进化。

Philotrypesis 雄蜂的形态进化是不稳定的（Jousselin *et al.*，2004），小个体型的进化和多型的进化不受系统发育的控制，有翅型雄蜂甚至在系统发育史中发生过丢失现象。但是它们的好斗型是较保守的，一旦获得好斗特征就不容易丢失。本文中的雄蜂都是无翅型，并都具有打斗的相关特征，但是雄蜂的后足跗节形态上却存在明显的差别。雄性的形态被认为是对不同交配环境中选择压力的适应（Jousselin *et al.*，2004）。我们认为，榕果间果内空腔大小的差异可能是足部跗节形态多样性产生的主要原因。

通过在体视显微镜下对 *Philotrypesis* 雄蜂果内爬行行为的观察，我们发现前足为 *Philotrypesis* 的果内爬行提供了主要的动力。同时，我们还注意到，前足跗节还起到清理触角的作用。在非传粉小蜂雄蜂寻找配偶过程中，当它从紧密的瘿花间钻出时，它有时会用前足跗节对触角上的杂物进行清理，以便更好地进行下一步的寻找配偶活动。中足主要起着一种辅助前足前进的作用，所以它一般都是比较细长，这样能够提高它的灵活性，当非传粉小蜂的雄蜂在打斗失败后，灵活的中足可以协助后足，随时调整身体的方向，有利于逃跑。对于不同类型的雄蜂而言，后足的作用是不同的。Ⅱ型雄蜂生活在小果中，果内空腔很小，瘿花之间的排列也是无序的。对于在果内空腔处活动的雄蜂，较灵活的后足跗节能起到一种推动力的作用。对于Ⅰ型的雄蜂，它的前进主要是依靠前足，这时后足主要是协助中足起到一种固定身体的作用。

参 考 文 献（References）

Compton SG, McLaren FAC, 1989. Respiratory adaptations in some male fig wasps. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, Series C*, 92: 57－71.

Cook JM, Bean D, Power S, 1999. Fatal fighting in fig wasps－GBH in time and space. *Trends in Ecology & Evolution*, 14(7): 257－259.

Galil J, Eisikowitch D, 1974. Further studies on pollination ecology in *Ficus sycomorus*. Ⅱ. Pocket filling and emptying by *Ceratosolen arabicus* Mayr. *New Phytologist*, 73: 515－528.

Janzen DH, 1979. How to be a fig. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 10: 13－51.

Jousselin E, van Noort S, Greeff JM, 2004. Labile male morphology and intraspecific male polymorphism in the *Philotrypesis* fig wasps. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 33(3): 706－718.

Murray MG, 1990. Comaparative morphology and mate competition of

flightless male fig wasps. *Animal Behaviour*, 39(3): 434－443.

Ramírez BW, 1974. Coevolution of Ficus and Agaonidae. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 61(3): 770－780.

Su ZH, Iino H, Nakamura K, Serrato A, Oyama K, 2008. Breakdown of the one-to-one rule in Mexican fig-wasp associations inferred by molecular phylogenetic analysis. *Symbiosis*, 45(1－3): 73－82.

van Noort S, Compton SG, 1996. Convergent evolution of agaonine and sycoecine (Agaonidae, Chalcidoidea) head shape in response to the constraints of host fig morphology. *Journal of Biogeography*, 23(4): 415－424.

Weiblen GD, 2002. How to be a fig wasp. *Annual Review of Entomology*, 47(1): 299－330.

Weiblen GD, 2004. Correlated evolution in fig pollination. *Syst. Biol.*, 53(1): 128－139.

Wiebes JT, 1994. Agaonidae (Hymenoptera Chalcidoidea) and *Ficus* (Moraceae): fig wasps and their figs, xiv (conclusion-Old World). *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, *Series C*, 97: 491－495.

Zhang FP, Yang DR, 2009. Oviposition timing and community structure of *Ficus curtipes* fig wasps. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 20(8): 2005－2011. [张凤萍, 杨大荣, 2009. 钝叶榕榕果内榕小蜂的产卵顺序及其群落结构. 应用生态学报, 20(8): 2005－2011]

Zhen WQ, Huang DW, Xiao JH, Yang DR, Zhu CD, Xiao H, 2005. Ovipositor length of three *Apocrypta* species: effect on oviposition behavior and correlation with syconial thickness. *Phytoparasitica*, 33(2): 113－120.

(责任编辑: 袁德成)

更　正

《昆虫学报》2010 年第 53 卷第 10 期目录及第 1118 页中文题目、摘要和关键词中将 *Anopheles stephensi* Liston 的 中文名误译为“致倦库蚊”，应为“斯氏按蚊”，特此更正。